

Univerzita Karlova v Praze

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Zdeněk Škopek

Porovnání jeskynní fauny pavoukovců z vybraných částí Balkánské a Alpsko- Karpatské oblasti

Comparison of Arachnids from caves in selected parts of Balcanic and
Alpine-Carpathian regions

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. František Šťáhlavský, PhD.

Praha 2014

Poděkování:

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Františku Šťáhlavskému, PhD za cenné rady, trpělivost a ochotu při vedení mé bakalářské práce. Také bych chtěl poděkovat RNDr. Vlastimilu Růžičkovi, CSc s Mgr. Petrovi Dolejšovi za cenné konzultace a pomoc. V neposlední řadě bych rád poděkoval své rodině, jenž mě při studiu podporuje.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatné části nebyly předloženy k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze. 15. 5. 2014

Podpis

Abstrakt:

Práce předkládá shrnutí jeskynní arachnofauny ve vybraných areálech Balkánské a Alpsko-Karpatské oblasti. Práce obsahuje základní charakteristiku studovaných oblastí, dále charakteristiku jeskynního prostředí a vysvětlení důležitých pojmů často používaných ve vztahu k tomuto habitatu. Dále shrnuje základní poznatky o všech recentních řádech pavoukovců a jejich vztah k jeskynnímu prostředí. Detailněji je zpracováno vzájemné porovnání nejlépe prozkoumaných skupin pavoukovců. Práce se snaží vysvětlit některé aspekty ovlivňující biodiverzitu v rámci porovnávaného území.

Klíčová slova: Pavoukovci, Balkánská oblast, Alpsko-Karpatská oblast, Dinárský kras, Troglobiont, Troglofil, Pavouci, Štírci

Abstract:

This work presents comparison of cave arachnids in selected areas of Balcanic and Alpine-Carpathian regions. The work contains basic characteristics of studied regions, also characteristics of cave environment and explanation of important terms often used in relation to these habitats. Further, it concludes basic knowledge of all recent orders of arachnids to cave environment. It contains also detailed study of the best investigated groups of arachnids, and tries to explain some aspects, which influence the biodiversity on the matched area.

Keywords: Arachnids, Balcanic region, Alpine-Carpathian region, Dinaric karst, Troglobiont, Troglophile, Spiders, Pseudoscorpions

Obsah:

1. ÚVOD.....	5
2. GEOGRAFICKÉ A GEOMORFOLOGICKÉ ÚDAJE.....	6
2.1. Vymezení oblasti zájmu.....	6
2.2. Základní geografické členění JV Evropy a geologické složení jednotlivých částí.....	7
2.2.1. Oblast Alpsko-Karpatská.....	7
2.2.2. Oblast Balkánská.....	8
3. PODZEMNÍ PROSTORY, KRASOVÉ OBLASTI A KRASOVÉ JEVY.....	9
4. JESKYNNÍ ŽIVOČICHOVÉ A JEJICH PŘIZPŮSOBENÍ PODZEMNÍMU PROSTŘEDÍ.....	12
5. SYSTÉM PAVOUKOVců A VZTAH JEDNOTLIVÝCH ŘÁDŮ K JESKYNNÍMU PROSTŘEDÍ.....	14
6. POROVNÁNÍ ŘÁDŮ PAVOUKOVců V RÁMCI VYBRANÝCH OBLASTÍ A STÁTŮ.....	20
6.1. Dinárské státy.....	20
6.2. Nedinárské balkánské státy.....	23
6.3. Karpatské státy.....	24
7. SHRUTÍ.....	25
8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	26

1. Úvod:

Jeskynní prostředí bylo součástí života člověka už od pravěku. Jeskyně poskytovaly lidem útočiště. Logicky se tedy museli setkat i s jeskynní faunou. Z období starověku, středověku i z období renesance známe několik zmínek o životě v podzemí, ale první vědecky popsany troglobiontní druh se objevil až v druhé polovině 18. století. Jedná se o druh macarát *Proteus anguinus* Laurenti, 1768 (Romero 2009). V současné době je z jeskyní známo několik tisíc druhů obratlovců i bezobratlých a tento počet každým rokem roste (Culver a Pipan 2009)

Jeskyně jsou velmi diverzifikované. Dají se rozlišovat podle mnoha aspektů, například podle hloubky, tvaru, původu a také podle geologického složení podloží. Na podzemní prostředí má vliv také mnoho vnějších okolností, jako například typ povrchové vegetace, podnebí, nadmořská výška. Všechny tyto aspekty ovlivňují jeskynní faunu, hlavně co se týče druhového složení (Culver a Pipan 2009).

Pavoukovci jsou důležitou součástí ekosystémů jeskyní. Zaujímají ekologické role, ať už se jedná o predátory (např. Araneae, Pseudoscorpiones, Scorpiones, Opiliones, Acari), komenzály (Acari, Opiliones) nebo parazity (Acari). V mnoha krasových oblastech, včetně JV Evropy představují jednu z dominantních skupin jeskynní fauny. (Redell 2012)

Hlavním cílem této práce je porovnat jednotlivé řády pavoukovců, žijící v jeskyních JV Evropy. Porovnání by mělo zohlednit distribuci pavoukovců, jejich vztah a přizpůsobení podzemnímu prostředí a případné rozdíly mezi jednotlivými řády. Vzhledem k velmi odlišnému stupni prozkoumanosti různých jeskynních systémů v rámci analyzovaného území se tato práce se nesnaží poskytnout úplný přehled všech známých druhů žijících ve vymezené oblasti. Pouze se snaží nastínit některé teze, které se běžně vyskytují v literatuře zabývající se jeskynní faunou JV Evropy a podzemní faunou jako celkem.

Nezbytnou součástí této práce je i všeobecný úvod k podzemní fauně jako k ekologickému celku a také obecný úvod k recentním řádům pavoukovců, ať už epigeickým nebo jeskynním. V textu je zmíněno i několik tezí o vlivu geologického složení podloží a také povrchových podmínek (podnebné pásmo, druh porostu a fauny) na podzemní faunu.

2. Geografické a geomorfologické údaje

2.1. Vymezení oblasti zájmu

Tato práce se zabývá převážně oblastí Dinarid, která zasahuje na území Slovinska, Chorvatska, Bosny a Hercegoviny, Černé Hory, Kosova a Albánie. Jeskynní fauna Dinarid je relativně nejlépe prozkoumaná a zdokumentovaná, proto je tomuto území v textu věnována největší pozornost. Srbsko sice není součástí Dinarid, ale v této práci bude zahrnuto také, jde totiž o oblast refugií, jejíž stáří se datuje až do pozdní křídly a raného terciéru (Curcic a Decu 2008). Bulharsko, jež je také Balkánským státem, nebude v přehledu zařazeno, přestože je jeho fauna velmi bohatá (Beron 2007). Je to hlavně kvůli případnému příliš velkému rozsahu bakalářské práce a také díky tomu, že složení fauny na úrovni řádu je podbné jako u jiných Balkánských států. V regionu JV Evropa se nacházejí kromě výše uvedených států ještě další (Makedonie a Řecko) na jejichž území lze rovněž nalézt krasové oblasti. Území Řecka a Makedonie ale není z hlediska jeskynní fauny pavoukovců tak dobře zdokumentováno, což je zřetelně vidět ve velmi podrobné bibliografii P. Jakšiće (Jakšić 2004-2005). Výjimku tvoří řád Araneae, jak bude zmíněno níže. (Deltshev 2008, Deltshev 2011). Z hlediska distribuce jeskynních pavoukovců a pro studium vztahu živočichů k podzemnímu prostředí jsou rozhodně důležité i Rumunsko a Slovensko, které na analyzovanou oblast navazují. Tato práce se jimi zabývá i proto, že se zde nachází nejsevernější oblast výskytu některých řádů troglobiontních (jeskyně obývajících) pavoukovců. (Decu 1983, Ducháč 1995)

Mnou vymezené území se skládá ze dvou velkých geomorfologických celků (oblast Alpsko–Karpatská a Balkánská), odlišných geologickým složením i podnebím a povrchem, ale podobných datováním vzniku a způsobem utváření. Všechny níže uvedené celky byly vyzdviženy při tzv. Alpínském vrásnění koncem druhohor, které s určitými obměnami probíhá dodnes (Hajna 2012).

2.2. Základní geografické členění JV Evropy a geologické složení jednotlivých částí

Jak geografická poloha, tak i geologie oblastí určuje typ fauny, jež se na daném území vyskytuje. Geografická poloha ovlivňuje podzemní prostředí hlavně rozdílnou vlhkostí jednotlivých regionů, různou teplotou, či kolísáním teplot v průběhu roku. Důležitým geografickým aspektem je i nadmořská výška. Vliv geologického složení podloží na podzemní prostředí je podrobněji prozkoumán níže (kap. 3)

2.2.1. Oblast Alpsko-Karpatská

Vzhledem k mému zaměření na JV Evropu budu v této oblasti popisovat pouze její východní část, Karpaty, jež se z velké části rozkládají na území Rumunska, Slovenska, západní Ukrajiny a z malé části také na území Maďarska. Utvářely se v druhohorách, v geosynklinálním moři. Byly vyvrásněny ke konci mesozoika, tektonické pohyby je ale modelovaly v několika fázích i v průběhu paleogénu. Karpaty jsou pásebným pohořím a lze je tedy podle geologického složení rozdělit na několik částí. Pásmo flyšové (vnější), jež je složeno převážně z křídových a paleogenních mořských sedimentů, pásmo centrální z karbonátových usazenin a metamorfovaných hornin a vnitřní, nejmladší, z neogenních vyvřelin. Mezi pásmem centrálním a vnějším se může vyskytovat ještě úzké pásmo vápencových skalisek. Toto základní složení, typické zejména pro Západní Karpaty, se dynamicky mění směrem na východ a jih. Na východě Karpat schází centrální pásmo, nejvíce zde najdeme pásmo flyšové a velmi rozvinuté je také pásmo vnější, vulkanické. V Jižních Karpatech vnitřní i vnější pásmo úplně chybí.

Pro úplnost je nutné zmínit i další geologické celky. Uvnitř Karpatského oblouku v údolí Dunaje se nachází panonská pánev. Z vnějších oblastí je důležité znát Dolnodunajskou nížinu, jež se nachází po celé délce rumunsko-bulharské hranice a dál, až k ústí Dunaje do Černého moře. V mesozoiku a paleogénu byla celá sníženina zatopena mořem, a je proto, stejně jako panonská pánev, vyplněna sedimenty. V neposlední řadě je nutné zmínit Dobrudžskou planinu, jež je tvořena křídovými a paleogenními vápenci a slínovci (Král 1999).

V Karpatech lze nalézt velké množství krasových oblastí, jež jsou bohaté na různé krasové útvary (závrty, propasti, škrapy). Vyplývá to z výše uvedeného geologického složení, jež je bohaté na karbonátové usazeniny (vápence, dolomity).

2.2.2. *Oblast Balkánská*

Druhým velkým geomorfologickým celkem na území JV Evropy je, jak je zmíněno výše, Balkánská oblast. Tato oblast se rozkládá na ploše asi 445 000 km², pokud za její severní hranici považujeme rozhraní mezi panonskou pánví a Dinárskou horskou soustavou. Nejzápadnější částí Balkánu jsou Dinaridy. Dělí se na dva celky, starší vnitřní a mladší vnější. Vnější se skládá z velkého množství druhohorních, křídových a vápencových usazenin.

Tato část tvoří z velké části Dinárský kras. Vnitřní dinaridy mají množství prvohorních a druhohorních sedimentů karbonátového typu, a také množství vyvřelin.

Helenidy jsou odděleny od dinarid pomyslnou linií Peć – Drin, a táhnou se až k ostrovům v Egejském moři. Velmi zhruba je lze rozdělit na vnější a vnitřní. Vnitřní Helenidy se dají dále dělit na starší pelagonskou zónu, která se skládá z předprvohorních a prvohorních vápenců a metamorfovaných hornin a hypopelagonskou zónu, která se skládá z ofiolitů – ultrabazických hornin. Vnější helenidy jsou zajímavé vápencovými a dolomitovými vrstvami, jež jsou střídány třetihorními flyšovými sedimenty.

Balkanidy navazují na jihu na Karpaty a nejsou od nich odděleny žádnou geologickou hranicí. Dělí se na tři zóny. Zóna předbalkánu se skládá převážně z křídových sedimentů, zóna Staré planiny je stavbou velice složitá a tvoří ji jak hlubinné vyvřeliny, tak i krystalické břidlice a velké množství sedimentů. Poslední je zóna Srednogorje, kde se vyskytují všechny výše uvedené horniny a navíc mladé vyvřeliny (andezity, aj.).

Na jih od Balkanid se rozkládá trácko-makedonský masiv, který je nejstarší stavební jednotkou Balkánské oblasti. Skládá se z prvohorních a předprvohorních přeměněných hornin a hlubinných vyvřelin, ale i mladších vulkanických pokryvů. Tato část je vklíněna mezi dvě protichůdné větve alpínského vrásnění a kvůli vertikálním pohybům a množství tektonických zlomů je rozčleněna a rozlámána na mnoho menších

celků. Procesy, jež vedly k tomuto rozčlenění byly nejintenzivnější v neogénu, kdy ve vzniklých prohlubních moře vytvořilo zálivy, tvořila se ale také jezera.

Balkánský poloostrov je velmi hornatý. Jeho povrch tvoří většinou pohoří, podle nichž se dá Balkán také dělit, navíc se toto dělení často překrývá s dělením geologickým. Dinárská horská soustava je prvním velkým pásemným pohořím. Na SZ se napojuje na Julské Alpy, na jihu končí úpatím Severoalbánských Alp. Vnitřní pásma dinárské horské soustavy jsou složena z nekarbonátových sloučenin a je na nich zřetelně vidět vliv neogenní denudace se složitým říčním systémem. Vnější pásma jsou zkrasovatělá a vápencová. Na většině tohoto území se rozkládá Dinárský kras, jenž má celkovou rozlohu 55 600 km².

Albánsko-řecká h.s. se ohraničením i složením shoduje s oblastí helenidy. Všechna její pohoří byla velmi rozsáhle zaledněna. Další horská soustava, Trácko-makedonská, je již popsána výše (Král 1999).

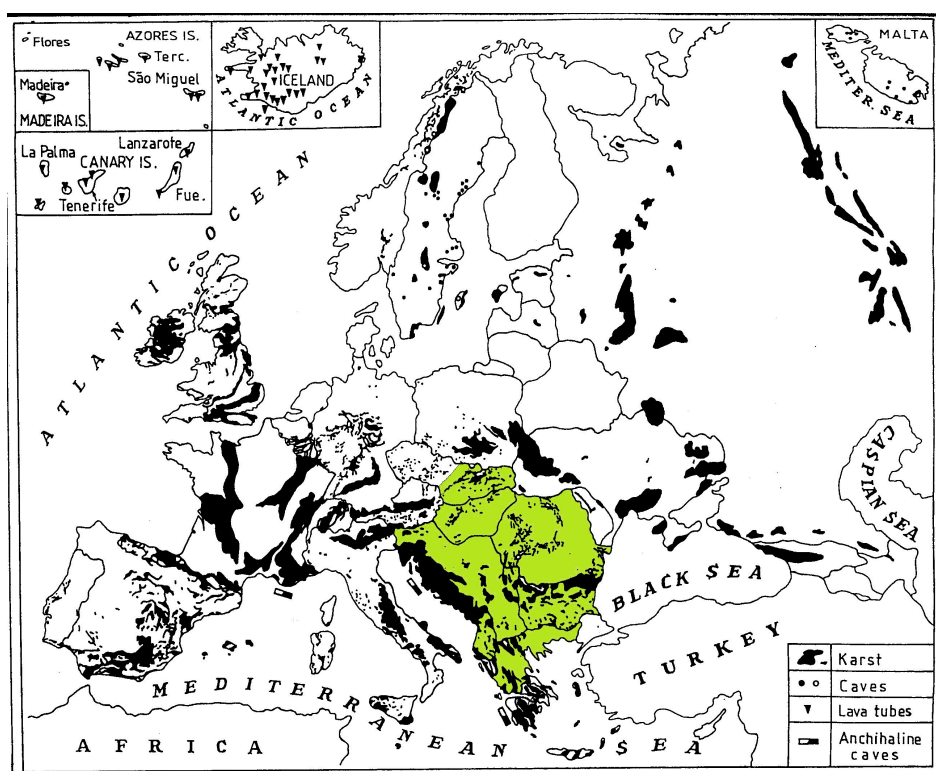
V Balkánské oblasti je hustota jeskyní a krasových jevů obrovská. V regionu Dinaridy se lze dopátrat mnoha středisek podzemní biodiverzity světového významu. Za zmínku rozhodně stojí jeskynní systém Postojna-Planina, jenž je jedním z největších a druhově nejbohatších v Evropě (Culver et al. 2004) a jeskyně Vjetrenica, jež se nachází na území Bosny a Hercegoviny a je jedním z center světové diverzity terestrických troglobiontů (Culver a Pipan 2009).

3. Podzemní prostory, krasové oblasti a krasové jevy

Podzemní prostředí je velice komplexní a skládá se z několika ekologických nik, jejichž společným znakem je absence světla a relativně stabilní humidita a teplota. Tyto společné znaky určují i stejná morfologická přizpůsobení živočichů, kteří v nich žijí, jako například absenci očí. Detailní zpracování morfologických adaptací k jeskynnímu životu viz níže (kap. 4). Jeskyně a jeskynní prostředí jsou jen jedním z mnoha druhů podzemního habitatu. Dalším druhem podzemního habitatu jsou nehluboké podzemní prostory (superficial subterranean habitats). Do této skupiny spadají například sutě, kamenná moře a prostory pod kameny. Zajímavým podzemním fenoménem je epikras, což je systém prasklin, jenž se nachází několik centimetrů až metrů pod vrstvou půdy. Epikras také tvoří vnější vrstvu stěn jeskyní. Mnohdy je vyplněn vodou. Tyto prostory poněkud upravují naše vnímání jeskynního prostředí jako izolovaného habitatu. Je

možné, že epikras skrývá mnoho živočišných druhů, jež ale bývají často nedosažitelné kvůli malým rozměrům jejich habitatu (mnohdy jen několik málo centimetrů až milimetrů), což komplikuje sběr vzorků. Z tohoto důvodu je podzemní fauna epikrasu v JV Evropě velmi málo prozkoumaná. Existuje i další druh podzemního prostředí (intersticiály), jež ale není v rámci tématu této práce zásadní, protože v intersticiálech se pavoukovci pravděpodobně nevyskytují. (Culver a Pipan 2009)

Tato práce se zabývá hlavně podzemními prostory karbonátových krasových oblastí, jež jsou v JV Evropě nejprozkoumanějším typem podzemního habitatu. To vyplývá zejména z jejich dobré přístupnosti a také z relativního množství vzhledem k celkovému povrchu Balkánské i Alpsko- Karpatské oblasti (Obr.1), díky čemuž se už od objevení prvních jeskynních druhů na konci 18. století těší mimořádné pozornosti zoologů.



Obr. 1: Přehled krasových oblastí Evropy. Krasové oblasti jsou vyznačeny černě.

(převzato z Juberthie a Decu 1994)

Jeskynní systémy a krasové útvary se obecně nejvíce vyskytují v místech, kde se geologické podloží rozpouští, namísto aby bylo denudováno. Tuto podmínku nejlépe

splňují velké vápencové masivy a další rozpustné minerály a nerosty (vápenec CaCO_3 , dolomit $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ a mramor - krystalický CaCO_3 + příměsi). (Culver a Pipan 2009).

Velmi vzácné jsou jeskyně sádrovcové, sádrovec se totiž rozpoští přibližně tisíckrát ochotněji než vápenec a další karbonátové sloučeniny. Vzhledem k jejich krátké době existence (několik tisíc až několik desítek tisíc let), se zde ale nenachází skutečně podzemní živočichové. Většinou zde najdeme zástupce epigeických živočichů.

Dalším typem jeskyní vzniklých rozpouštěním podloží jsou jeskyně sulfátové. Vznikají, pokud se podzemní voda s vysokým obsahem sulfátů střetne s vodou povrchovou, bohatou na kyslík a různé oxidy. Dochází k chemické reakci, jejímž výsledkem je slabý roztok kyseliny sírové. Tyto podzemní prostory se často vyskytují nad ložisky ropy, protože ropná ložiska obsahují velké množství sírových sloučenin. V Evropě i jinde ve světě se jedná o poměrně vzácný jev. Nejbližší jeskyně tohoto typu se nachází v Itálii. Jedná se o jeskynní systém Frasassi (Culver a Pipan 2009, Palmer a Hill 2012).

Rozpouštění materiálu ale není jediným způsobem vzniku podzemních prostor. Setkáváme se i s dalšími druhy jeskyní, jako jsou jeskyně lávové (vytvořené proudem lávy typu pahoehoe), anchialinní (vytvořené mořským příbojem v pobřežních útesech), a ledové. (Kempe 2012, Culver a Pipan 2009).

Jeskynní prostředí je velice komplexní a skládá se z mnoha různých ekologických nik. Dá se dělit například podle dostupnosti světla na zónu afotickou a eufotickou, které se liší jak složením fauny, tak přítomností či nepřítomností autotrofů, coby primárních producentů (Štěrbá a Vašátko 1992).

Zvláštním habitatem, který se objevuje v prostředí jeskyně je netopýří guano. Může být tak odlišné složením fauny od jiných podzemních prostor, že živočichové, kteří na něm žijí a využívají ho jako zdroj energie, mají vlastní název: guanobionti. Tím se dostáváme k dalšímu aspektu ovlivňujícímu život v podzemí, a to je přísun živin. Podzemní prostředí je obecně chudší na zdroje živin než jiné habitaty. Je to způsobeno hlavně nepřítomností primárních producentů, což se projevuje tak, že většina organického uhlíku, dusíku a dalších látek se dostává do podzemního prostředí z povrchu. Dalšími limitujícími faktory jsou hloubka a velikost jeskyně, její stáří a tvar nebo zaplavení vodou. Důležitým aspektem je také, jak hluboko pod povrchem se jeskyně nachází. Pokud se jeskyně nacházejí blízko povrchu, mohou v některých z nich

představovat důležitý zdroj energie kořeny rostlin, jak tomu je například u mělkých lávových jeskyní na Havaji. (Culver a Pipan 2009). Bohužel, těmto aspektům ovlivňujícím jeskynní faunu je často věnováno málo pozornosti, a to jak v případě sběrů v jednotlivých jeskyních, tak i při plošném zkoumání diverzity jeskynních živočichů.

4. Jeskynní živočichové a jejich přizpůsobení podzemnímu prostředí

Jeskynní tvorové jsou více či méně přizpůsobeni prostředí ve kterém žijí. Mnozí badatelé se pokoušeli stanovit vztahy mezi jeskynním prostředím a jeho obyvateli. Na základě těchto vztahů s podzemním prostředím lze jeskynní živočichy rozdělit do tří základních skupin (Racovitza 1907). Toto dělení je sice částečně zastaralé, ale s určitými obměnami, jež budou zmíněny níže, se používá i dnes. Mezi biospeleology je známo jako Shiner – Racovitza systém (Sket 2008).

Podle systému Shiner- Racovitza jsou první skupinou tzv. troglóxi (z řec. trogle – jeskyně a xénos – cizí). Jsou to živočichové, kteří žijí běžně na povrchu a do prostoru jeskyně se dostali náhodou. Lze sem zařadit příslušníky prakticky všech terestrických druhů živočichů. Další skupinou jsou troglófilové (z řec. filéo – miluji), kteří žijí na povrchu, ale mohou sestupovat do podzemí, žít tam po nějakou dobu a případně se v jeskyních i rozmnožovat. Vykazují jisté morfologické změny, které jim pomáhají vyrovnat se s nedostatkem světla. Poslední skupinou jsou troglobionti (z řec. bioetuo - žiji), kteří žijí výlučně v podzemí a nikdy nevystupují na povrch. Jsou silně modifikováni, aby se vyrovnali se specifickým prostředím afotické zóny jeskyně. (Sket 2008)

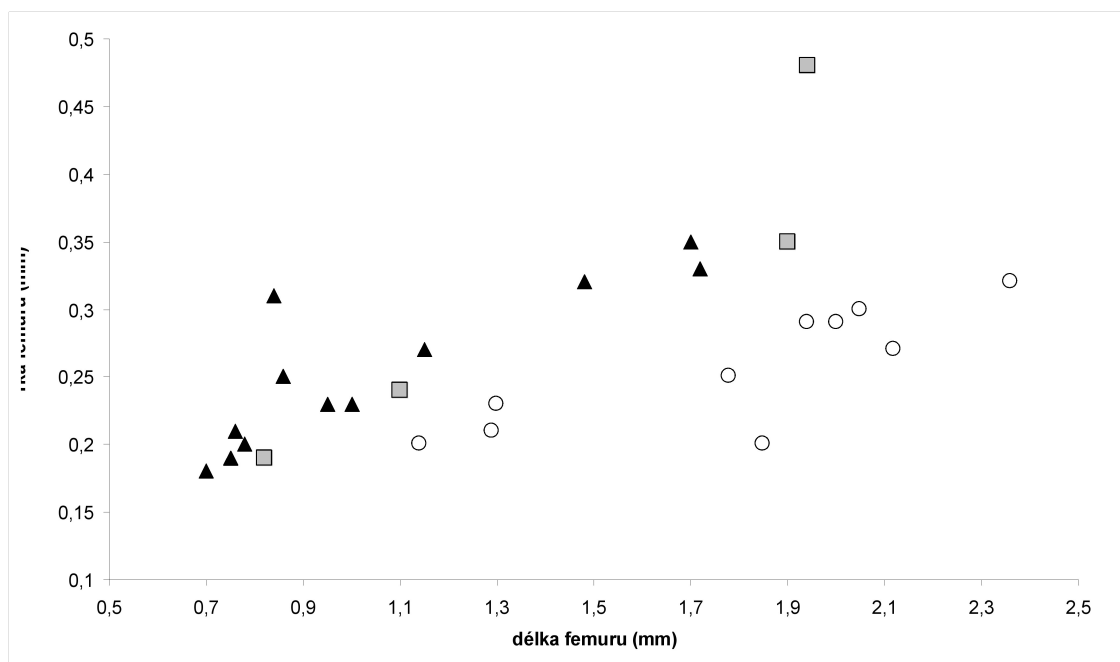
. Jak již bylo řečeno výše, tento systém členění je sice stále platný, neobešel se ale bez výhrad odborné veřejnosti. Vedly se například spory o definici troglófilů, která není přesná, a nabízí možnosti k dalšímu detailnějšímu dělení (Dudich 1932). Z tohoto důvodu rozdělil Boris Sket troglófilní živočichy na dvě skupiny, eutroglófilů a subtroglófilů. Eutroglófilové jsou živočichové žijící permanentně v jeskynním prostředí, ale schopní vytvořit životaschopnou skupinu v prostředí jeskyně. mohou se později stát troglobionty. Jedná se například o americké chvostoskoky druhu *Pseudosinella violenta* (Collembola: Entomobryidae) (Folsom, 1924). Subtroglófilové žijí v jeskyni, ale

alespoň jedna fáze jejich životního cyklu je vázána na povrch. Příkladem mohou být netopýři, s trochou nadsázky i člověk a také američtí jeskynní cvrčci např. tribus *Ceuthophilini*. (Sket 2008).

Důležitým pojmem je troglomorfie (Christiansen 1962) nebo také troglobiomorfie (Juberthie a Decu 1994). Jedná se o morfologická přizpůsobení jeskynnímu prostředí, jako např. prodlužování tělních přívěšků, ztráta očí a pigmentace a zužování těla (Kováč 2008). Peck (1998) rozdělil troglomorfie na regresivní a progresivní. Mezi regresivní troglomorfie by patřila redukce nebo ztráta některých systémů a znaků, jež jsou běžné u epigeických druhů. Progresivní troglomorfie je zvětšování a modifikace některých znaků typických pro epigeické druhy, příp. vyvinutí znaků, jež se u epigeických druhů běžně nevyskytují.

Na zajímavou otázku, zdali je možné použít troglomorfie jako určující znak jeskynních živočichů, není v odborné literatuře jednoznačná odpověď. U mnoha terestrických druhů živočichů by to nejspíš možné bylo, což lze dokumentovat mnou vytvořeným porovnáním délky a šířky femurů u štírků rodu *Neobisium* (Obr. 2).

I v historii biospeleologie se tendence ke klasifikaci podzemní fauny objevují. Tyto pokusy ale narážejí na problémy hlavně proto, že mnoho živočichů žijících například v sutích nebo pod kameny vykazuje troglomorfismy také (Růžička et al. 2013). V této práci budu k členění podzemních živočichů používat Schiner-Rakovitza systém, je totiž stále nejpoužívanější a to jak v pracích starších, tak i moderních.



Obr. 2: Porovnání poměru délky a šířky femuru u troglolobiontních (○), troglolofilních (◻) a epigeických (▲) druhů štírků rodu *Neobisium* (upraveno podle Beiera 1963).

5. Systém pavoukovců a vztah jednotlivých řádů k podzemnímu prostředí

Třída: Pavoukovci (Arachnida)

Jedná se o druhově nejpočetnější třídu podkmene klepítkačů (Chelicerata). Do tohoto podkmene se řadí kromě pavoukovců ještě několik dalších, čistě mořských skupin. Jsou to recentní skupiny Pycnogonida (jejich pozice ve fylogenetickém stromu klepítkačů je ale stále nejistá – pro detailní obeznámení s tímto problémem viz např. Edgecombe 2010) a Xiphosura a také dvě vymřelé skupiny: Eurypterida a Chasmatospidida (Dunlop 2010).

Většina recentních zástupců třídy pavoukovců je primárně terestrická. Mezi zástupci třídy najdeme velké množství predátorů, výjimku tvoří pouze skupina Acaromorpha, tvoří ji totiž jak predátoři, tak parazité, herbivoři i saprofágové (Dunlop 2010).

Pro následující porovnání je použit systém, který navrhl Shultz (2007) a shrnul a mírně přepracoval Dunlop (2010). Tento systém je založený převážně na morfologii

jednotlivých skupin. Shultz dělí třídu arachnida mimo tradiční řády na několik podskupin, jež jsou zde uváděny jen pro úplnost (Schultz 2007). Jeskynní pavoukovci se, stejně jako zástupci jiných jeskynních živočichů, přizpůsobují jeskynnému prostředí.

Z celkového počtu troglobiontních druhů v rámci jednotlivých řádů (Tab.1) je zřejmé, že jednotlivé skupiny vykazují různou afinitu vůči jeskynnému prostředí. Tento fakt může být ovlivněn mnoha různými faktory, jedním z nejdůležitějších jsou pravděpodobně různé ekologické nároky těchto skupin, některé skupiny častěji vyhledávají vlhkostně a teplotně stabilnější podzemní prostředí (Christiansen 2012).

Řád	Celk. počet druhů	Počet troglobiontů	Podíl troglobiontů (v %)
Acari	48200	>1000	2
Araneae	44032	1000	2,3
Opiliones	5000	80	1,6
Pseudoscorpiones	3385	400	11,8
Scorpiones	1981	22	1,1
Solifugae	1087	0	0
Schizomida	205	80	39
Amblypygi	136	40	29,4
Uropygi	106	?	?
Palpigradi	78	27	34,6
Ricinulei	55	11	20

Tab.1. Srovnání počtu troglobiontů v jednotlivých řádech (upraveno podle Harvey 2002, Redell 2012, Romero 2009)

Řád: Štíři (Scorpiones):

Zástupci řádu štíři mají mnoho unikátních morfologických znaků, podle nichž je můžeme snadno rozlišit. Jsou to zejména masivní klepetovitě modifikovaná makadla, zadečková část (opisthosoma) rozdělená na mesosoma a metasoma, které je zakončeno telsonem s párem jedových žláz. Dalším poznávacím znakem jsou hřebínkovité útvary na ventrální straně zadečku zvané pektiny, jež slouží jako mechano a chemoreceptory (Dunlop 2010). V současné době se jedná o čistě suchozemskou skupinu v rámci níž řada druhů žije dokonce v pouštních podmínkách. Štíři představují s 1981 popsányými druhy spíše středně početný řád pavoukovců (Rein 2012). Z tohoto množství známe jen 22 nepochybně troglobiontních druhů, přičemž 6 dalších druhů se dá v jeskyních často nalézt. Tyto druhy ale pravděpodobně nejsou troglobiontní, neboť jejich zástupce lze nalézt i na povrchu. Jeskynní zástupci pocházejí z 11 čeledí (Akavidae, Buthidae, Chactidae, Chaerilidae, Diplocentridae, Euscorpiidae, Liochelidae, Troglotayosicidae, Typhlochactidae, Urodacidae, Vaejovidae). Všechny troglobiontní druhy jsou extrémně

vzácné, často bylo nalezeno jen několik jedinců. Jeskynní druhy štírů jsou známy pouze z Mexika a Ekvádoru. Výjimku tvoří druh, jenž se vyskytuje v Izraeli a Sarawaku (Redell 2012).

Řád: Sekáči (Opiliones):

Zástupci tohoto řádu se vyznačují mnoha autapomorfiiemi (např. mají repugnatoriální žlázy v halvohrudi (prosomatu) a tracheální otvory v genitálním segmentu) (Giribet et al. 2002, 2010). Opistosoma nasedá na prosoma celou šíří. Dalším významným znakem této skupiny jsou tříčlánkové chelicery. Relativně ojedinělá v rámci třídy pavoukoců je i přítomnost penisu u samců (Rambla a Juberthie 1994).

Sekáči v současné době čítají asi 6539 druhů (Kury 2013). 80 druhů z tohoto počtu je považováno za troglobiontní (Culver a Pipan 2009). Troglobiontní zástupci jsou známi z 19 čeledí (Neogoveidae, Pettalidae, Sironidae, Stylocellidae, Troglosironidae, Ischyropsalidae, Nemastomatidae, Sabaconidae, Agoristenidae, Assamiidae, Biantidae, Cladonychiidae, Gonyleptidae, Phalangididae, Stygnommatidae, Stygnopsidae, Travuniidae, Tryaenonychidae) (Redell 2012).

Haplocnemata

Haplocnemata je předpokládaná monofyletická skupina, která zahrnuje dva recentní řády pavoukoců. Jsou to štírci (Pseudoscorpiones) a solifugy (Solifugae). (Pepato et al. 2010, Dunlop et al. 2012).

Řád: Štírci (Pseudoscorpiones):

Štírci mohou být definováni mnoha autapomorfiiemi, jako jsou například chelicerální snovací žlázy a jedové váčky v makadlech (pedipalpách) (Dunlop 2010). V současné době je známo 3385 druhů z 25 čeledí a jsou tedy čtvrtým nejpočetnějším řádem pavoukoců (Harvey 2007). S více než 400 troglobiontními druhy jsou ale druhým nejpočetnějším řádem co se týče množství troglobiontů (Culver a Pipan 2009, Redell 2012). Štírci žijící v jeskyních pocházejí převážně ze tří čeledí (Neobisiidae, Chthoniidae, Chernetidae), ale několik zástupců jeskynní fauny lze nalézt i v čeledích: Atemnidae, Bochicidae, Cheiridiidae, Cheliferidae, Garypidae, Ideoroncidae,

Pseudochiridiidae, Pseudogarypidae, Stemophoridae, Syarinidae, Tridenchthoniidae, Withidae (Redell 2012).

Řád: Solifugy (Solifugae):

Stejně jako ostatní řády pavoukovců, tak i solifugy patří mezi nezaměnitelné skupiny. Tento řád je charakteristický mimo jiné přítomností malleol (ventrální senzorické orgány na zadních končetinách), u většiny druhů flagellum na dorsální straně chelicer samců a přilnavá destička na špičce pedipalpy (Dunlop 2010). Mezi solifugami nejsou známi žádní jeskynní zástupci (Redell 2012).

Acaromorpha

Do této skupiny patří řády Ricinulei a Acari.

Řád: Acari

Tento řád byl v moderních fylogenetických pracích rozdělen na tři samostatné řády (Opilioacariformes, Actinotrichida (Acariformes) a Anactinotrichida (Parasitiformes)). Toto dělení ale nebude dále v této práci uvedeno neboť ho většina biospeleologů nepoužívá (viz např. Redell 2012, Matočec 2002). Zástupci řádu Acari se v jeskyních běžně vyskytují v obrovských počtech (jedná se o tisíce druhů), jen málo terestrických zástupců je ale troglobiontních. Často se jedná o guanobionty nebo o epigeické druhy, které se chovají spíše jako troglonexeni, mnohdy také nalézáme v podzemních vodách roztoče různě uzpůsobené afotickému podzemnímu prostředí (Redell 2012).

Řád: Roztočovci (Ricinulei):

Mezi významné znaky roztočů patří absence očí, cucullus na hlavohrudí sloužící k uchycení kořisti a podélně členěné tergity (Juberthie 1994). Jedná se o druhově nejméně početný řád pavoukovců s 55 recentními druhy v jedné čeledi a třech rodech. Tento řád je rozšířen v tropech a subtropech. Výlučně africký rod Ricinoides jako jediný nemá ani jediného troglobiontního zástupce. Troglobiontní roztočovci se vyskytují pouze v tropických a subtropických oblastech nového světa (Redell 2012).

Řád: Štírenky (Palpigradi):

Hlavními znaky štírenek jsou malá velikost, tenká kutikula, ztráta očí a pigmentu a také dýchání celým povrchem těla. Dalším určujícím znakem může být chůze po makadlech a přítomnost flagella na konci zadečku (Dunlop 2010). Štírenky jsou jeden z nejméně početných řádů třídy Arachnida. Zatím je známo 78 druhů ve dvou čeledích (Conde 1998). Z jeskyní známe 27 troglobiontů, další druhy se dají najít jak v jeskyních tak v půdě na povrchu, jsou to tedy eutroglofilové (Redell 2012). Fylogenetická pozice štírenek je zatím nejasná (Dunlop 2010).

Tetrapulmonata

Do této skupiny se řadí 4 řády: pavouci (Araneae), krabovci (Amblypygi), krátkochvosti (Schizomida) a bičovci (Telyphonida). Byla ustanovena již koncem 19. století (Pocock 1893). Název Tetrapulmonata odkazuje na to, že zástupci mají 2 páry plicních vaků. U mnohých pavouků je ale druhý pár přeměněný v tracheje, a u krátkochvostů úplně chybí (Dunlop 2010).

Řád: Pavouci (Araneae):

Autapomorfiemi této skupiny jsou opistosomální snovací bradavky a snovací žlázy a samčí pedipalpy uzpůsobené k přenosu spermatu. Dalšími výraznými vlastnostmi jsou dvoučlánekové chelicerý a spojení hlavohrudi (cephalothoraxu) se zadečkem (abdomenem) pomocí úzké stopky (Dunlop 2010).

Řád pavouci je se 44540 doposud objevenými druhy druhým nejpočetnějším řádem pavoukovců (Platnick 2014). Jeho zástupci jsou rozšířeni po celém světě. Mají také největší počet troglobiontních druhů (přes 1000) (Redell 2012). Pavouci se člení na 3 velké skupiny (podřády). Jsou to Mesothelae, Mygalomorphae a Araneomorphae. Ve všech třech skupinách se vyskytují troglobiontní zástupci, nejvíce jich ale najdeme mezi druhy z podřádu Araneomorphae. Mesothelae mají několik troglobiontních zástupců z rodu *Liphistius* z Malajsie a Thajska. Mygalomorphae se mohou pyšnit troglobionty a troglofilý ze šesti čeledí. Nejvíce troglobiontních zástupců bylo nalezeno v čeledích Dipluridae a Theraphosidae. Naproti tomu čeledi Barychelidae, Cyrtacheniidae, Hexatelidae a Microstomatidae mají po jednom troglobiontním zástupci (Redell 2012).

Podřád Araneomorphae má nejméně 25 čeledí s jeskynnými zástupci, některé se ale vyskytují v jeskynním prostředí výrazně častěji, což může souviset s různými preferencemi habitatů u epigeických předků. Čeledi s jeskynnými zástupci jsou: Agelenidae, Anapidae, Austrochilidae, Cybaeidae, Cycloctenidae, Dictynidae, Dysderidae, Gnaphosidae, Hahniidae, Holarchaeidae, Leptonetidae, Linyphiidae, Liocranidae, Lycosidae, Mimetidae, Mysmenidae, Nesticidae, Ochyroceratidae, Oonopidae, Pholcidae, Prodidomidae, Stiphidiidae, Synotaxidae, Telemididae, Tetrablemmidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Theridiosomatidae) (Redell 2012). Zajímavým faktem je, že čeleď Lycosidae má kromě dvou troglobiontních druhů (*Lycosa howarthi* Gertsch a *Adelocosa anops* Gertsch, oba druhy z Havajských ostrovů) jen troglóxenní zástupce. Čeleď Salticidae se v jeskyních vůbec nevyskytuje, maximálně jako náhodný návštěvník, přestože se jedná o jedny z nejpočetnějších skupin pavouků (Redell 2012). To může souviset s tím, že zástupci těchto skupin jsou aktivní lovci s velkýma očima a relativně dobrým zrakem, lovící ve dne i v noci na povrchu.

Řád: Krabovci (Amblypygi)

Řád v současné chvíli zahrnuje více než 100 druhů (Weygoldt 1996). Jejich velmi zřetelnými znaky jsou zploštělý tvar těla a spojení prosoma a opistosoma stopkou, podobně jako u pavouků. Dalšími znaky jsou orthognátní chelicery, silné pedipalpy sloužící k uchopení kořisti a extrémně prodloužený a úzký první pár nohou, který je používán jako hmatový sensor. Krabovci mají velmi tenké kráčivé končetiny (Weygoldt 1994). Jsou rozšířeni pouze v tropech a subtropech.

Druhů obývajících jeskyně je v tomto řádu asi 40. Nachází se ve třech čeledích (Charontidae, Phrynichidae, Phrynidae). Vykazují velký potenciál k jeskynnímu životu, jeskynní zástupci se nachází všude, kde je k tomu příležitost (krasové podloží, podzemní prostory) (Redell 2012). Biologie jeskynních zástupců ale není dobře prozkoumána, mnohdy není jasné, zdali se jedná o pravého troglobionta, troglóxena nebo eutroglofila (Weygoldt 2000).

Řád: Bičovci (Thelyphonida):

Tento řád je jednou z méně početných skupin pavoukovců. Tvoří ho 106 druhů z nichž žádný není troglobiontní, najdeme zde pouze několik troglonexů. Jedná se o relativně velké predátory s velkými a silnými makadly, jež jsou uzpůsobeny k uchopení kořisti. Dalším znakem je prodloužené, mnohočlánkované post-pygidium. Mají anální žlázy ze kterých mohou při obraně vystřikovat chemický koktejl, který se skládá převážně z organických kyselin, hlavní složkou bývá kyselina octová (Harvey 2007).

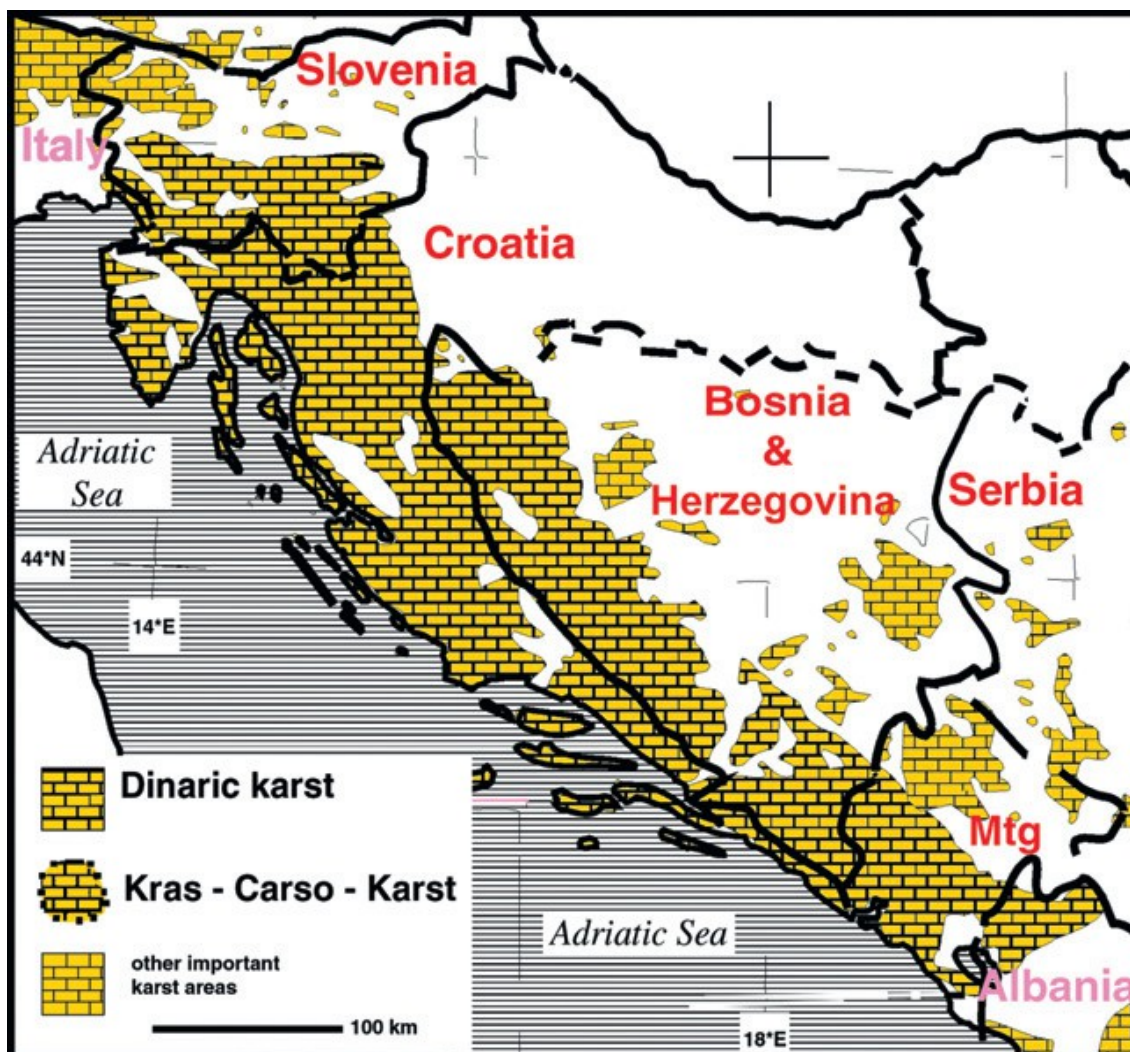
Řád: Krátkochvosti (Schizomida)

S 205 recentními druhy ve dvou čeledích se jedná o relativně málo početný řád. Jsou to malí živočichové, většinou menší než 5 mm. Nemají vyvinuté oči a mají jen jeden pár plicních vaků. Často se vyskytují v lesní hřabance (Harvey 2002). Jsou rozšířeni pouze v tropických a subtropických oblastech. Z jeskyní je známo asi 80 druhů, z nichž některé dosud nejsou popsány. Troglobiontní zástupce tohoto řádu najdeme pouze v Severní a Jižní Americe a v Austrálii (Redell 2012).

6. Porovnání řádů pavoukovců v rámci vybraných oblastí a států

6.1. Dinárské státy

V Dinárském krasu je v současné době známo přes 900 druhů obligátně podzemních živočichů. Z toho je přibližně 600 terestrických a 330 vodních troglobiontů (Sket 2012). Nejpočetnější skupinou jsou brouci (Coleoptera) (Giachino a Vailati 2010), a to mimo jiné i proto, že jsou jednou z nejrozšířenějších skupin terestrických bezobratlých na světě. Druzí v počtu troglobiontních zástupců jsou pavouci. Další velmi rozšířenou skupinou jsou štírci, kteří mají přibližně stejný počet troglobiontních druhů jako pavouci. Zástupci pocházejí ze 3 čeledí. Další řády, jež se v jeskyních Dinárského krasu vyskytují jsou Opiliones, Palpigradi a Acari (Sket 2012). Celkové porovnání této oblasti ztěžuje fakt, že dinárský kras zatím není rovnoměrně prozkoumán. Nejméně údajů je v současné době k dispozici zejména z Albánie, proto je v tomto přehledu vynechána (Deltshev 2008). Největší pozornost v tomto porovnání bude věnována Slovinsku a Chorvatsku, jejichž fauna je nejlépe prozkoumána a zdokumentována.



Obr. 3: Umístění Dinárského krasu. (převzato ze Sket 1997)

Slovinsko

Stát Slovinsko se může pyšnit největším procentuálním podílem krasových oblastí k celkovému povrchu země v Evropě (Obr. 3). Tento podíl je přibližně 45% (Culver a Pipan 2009). Na území Slovinska se nacházejí tři velké krasové oblasti. Na SZ je Alpská krasová oblast. Jedná se o nejvýchodnější výběžek Julských Alp. Na jihu, jihovýchodě a jihozápadě Slovinska nalezneme Dinárský kras. Tyto dvě krasové oblasti mají mezi sebou ještě oblast tzv. Izolovaného krasu, který se nachází v severní a střední části země. Sever země je oproti ostatním oblastem chudý na krasové jevy, i přesto se zde ale dá nalézt několik desítek jeskyní. Ty jsou často obývány epigeickými a

trogloxénními druhy pavoukovců, ale najdeme zde i několik troglofilních a troglobiontních druhů, jako například *Troglohyphantes typhlonetiformis* (Araneae: Linyphiidae) Absolon a Kratochvíl, 1932.

Takový rozsah krasových oblastí samozřejmě zapříčiňuje vznik velkého množství jeskyní (více než 9000) a dalších krasových útvarů vhodných ke vzniku troglobiontů (Pipan et al. 2008). Oblast dinárského krasu má nejvíce jeskyní (7000) na celém území Slovinska (Sket 2012).

Ze Slovinska je v současné době známo 43 jeskynních druhů pavouků, z nichž 11 je troglofilních a 4 jsou trogloxéni. Zbytek jsou praví troglobionti. (Deltshev 2008).

Podle Beiera (1963) a Curcice (1988) je ze Slovinska známo minimálně 15 troglobiontních druhů štírků, pocházejících ze tří čeledí.

Chorvatsko

Tímto státem se zabývalo mnoho významných biospeleologů (Absolon, Kratochvíl, Beier, Curcic) a je tedy z hlediska zoologického velmi dobře prozkoumán. Výskyt jeskynních živočichů velmi dobře koreluje s krasovými jevy v jednotlivých oblastech Chorvatska, proto se většina troglobiontů i troglofilů nachází v oblasti Dalmácie, Istrie a na ostrovech, jež jsou také z velké části zkrasovatělé. (Obr. 3)

Pavoukovci jsou jednou z nejdiverzifikovanějších skupin v jeskynních habitatech. Většina z nich je popsána jako endemité Dinárského pohoří, případně Chorvatska a často také pouze jednoho jeskynního systému (mnoho štírků v podzemí Mt. Mosor a Mt. Velebit) (Matocec 2002). Nejvíce popsanych druhů z třídy Arachnida pochází z řádu Araneae (Bedek et al. 2006). Jeskynní pavoukovci nalezení a popsání v Chorvatsku pocházejí z těchto řádů (seřazeno podle počtu popsanych zástupců): Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Actinotrichida, Anactinotrichida, Palpigradida. Určitou úroveň troglomorfismu (ztráta pigmentace) vykazují i dva zástupci řádu Scorpiones. Jedná se o běžné obyvatele jeskynních vchodů, bezbarvé formy *E. italicus* (Matocec 2002).

Z Chorvatských jeskyní je popsáno 63 druhů pavouků, 16 z nich je troglofilních a jen 4 trogloxénní. (Deltshev 2008). Štírků je popsáno jen v pracích Beiera (1963) a Curcice (1988) více jak 60 druhů.

Bosna a Hercegovina

Z Bosny a Hercegoviny je zaznamenáno 52 druhů jeskynních pavouků, jen 40 jsou ale skuteční troglobionti, v devíti případech najdeme eutroglofilní druhy a ve třech případech i druhy troglonexenní (Deltshev 2008).

Fauna jeskynních štírků je podle materiálů získaných z prací Beiera (1963) a Curcice (1988) velice bohatá, nalezneme zde 37 jeskynních druhů, data ale mohou být poněkud zkreslená velkým množstvím poddruhů, jež jsou popsány v materiálech od Beiera (1963). Stejně jako v jiných státech i zde bylo později popsáno několik dalších druhů štírků, stejně jako jinde je ale i zde problém určit, který štírek je skutečně troglobiontní, který je troglofilní.

Černá Hora

Z území Černé Hory je známo 44 druhů pavouků a více než dvacet druhů štírků, pokud jako zdroj o biodiverzitě jeskynních zástupců řádu Pseudoscorpiones použijeme práce Beiera a Čurčiće.

6.2. Nedinárské balkánské státy

Jak bylo naznačeno výše (kap.1), Řecko je z hlediska arachnofauny velmi nerovnoměrně prozkoumáno. Zatímco u pavouků je v současné době známo asi 72 druhů jen z pevninské části a dalších 16 druhů z ostrovů (Deltshev 2008), u ostatních řádů je to mnohem méně.

Srbsko

Srbsko není tak bohaté na krasové oblasti jako jiné státy Balkánské oblasti, a to zejména proto, že ani jednou jeho částí neprochází Dinárský kras.

Ze Srbska je popsáno 59 druhů jeskynních pavouků, z nichž je ale více jak třetina (25) troglonexenních.

6.3. Karpatské státy

Rumunsko

Počet troglobiontních zástupců na území Rumunska je nižší než v jižněji položených státech. Z řádu Opiliones neznáme ani jednoho skutečně troglobiontního zástupce, jen několik troglofilů.

Slovensko

Celková diverzita Slovenských jeskyní je vysoká, ale oproti jižnějším státům Evropy mají na druhovém složení mnohem větší podíl trogloxéni. Troglobiontní druhy pavoukovců jsou na území Slovenska, stejně jako v oblasti západních Karpat poměrně vzácné. Prokazatelně troglobiontních druhů pavoukovců je na území tohoto státu jen několik. Velmi pozoruhodným a v tomto porovnání důležitým pavoukovcem je *Neobisium slovacum* Gulička, 1977. Jedná se o endemita Slovenského krasu a o nejseverněji žijícího troglobiontního zástupce řádu Pseudoscorpiones.

Zajímavé je množství nalezených roztočů, jedná se většinou o druhy žijící na netopýřím guánu, případně v eufotické zóně jeskyní. Mnoho z nich ale nevykazuje troglomorfní znaky, a často se jedná o druhy epigeické, běžně obývající i hrabanku a hlínu na povrchu. Sekáčů bývá na stěnách jeskyní nalezeno mnoho, a to i při sběžných sběrech, jedná se ale většinou opět o trogloxény. Mezi pavouky nenajdeme žádného skutečného troglobionta, pouze několik troglofilů. (Juberthie et al. 2001)

7. Shrnutí

Ve své bakalářské práci jsem se věnoval rozšíření jednotlivých řádů pavoukovců ve vybraných podoblastech Balkánské a Alpsko – Karpatské oblasti a také vztahem pavoukovců k jeskynnímu prostředí. V rámci této práce jsem také nastínil podzemní prostředí jako ekologický fenomén a problematiku systematizace a katalogizace jeskynních živočichů.

V současné době jsou jeskynní druhy známy v rámci devíti z celkových jedenácti řádů pavoukovců. Tito zástupci vykazují různou úroveň přizpůsobení jeskynnímu prostředí, tzv. troglomorfismy. Rozdílné preference k jeskynnímu prostředí u jednotlivých řádů by se možná daly vysvětlit ekologickými požadavky (větší humidita, stabilní teplota), případně způsobem života (zdali loví ve dne nebo v noci, žijí v půdě). Této problematice je bohužel v odborné literatuře věnována velmi malá pozornost.

Velmi malá pozornost je také věnována vnějším i vnitřním charakteristikám zkoumaných oblastí i jednotlivých jeskyní. Častá nepřítomnost údajů jako je hloubka jeskyně, místo sběru, nadmořská výška, typ vegetace na povrchu a přítomnost či nepřítomnost stabilního vodního toku, například podzemního pramene znesnadňuje práci při srovnávání jednotlivých taxonů v rámci jeskyně i jeskyní mezi sebou.

V geografických oblastech, jimiž se tato práce zabývala, se vyskytují troglobiontní zástupci pěti řádů. Podle počtu troglobiontních zástupců jsou to Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Palpigradi a Acari.

Na základě uvedených dat lze usuzovat, že existuje severo–jižní gradient výskytu troglobiontních druhů pavoukovců. Tento gradient může ale být zkreslený množstvím krasových oblastí, které je v Balkánských státech procentuálně mnohem větší než ve státech severnějších. Také to může být zapříčiněno větší povrchovou diverzitou subtropických oblastí. Jistou roli by mohla hrát i historie zkoumaného území, a to hlavně z hlediska střídání galciálů a interglaciálů (Růžička et al. 2013).

8. Seznam použité literatury

*sekundární citace

Alberti G., Peretti A.V. (2002): Fine structure of male genital system and sperm in Solifugae does not support a sister-group relationship with Pseudoscorpiones (Arachnida). *Journal of Arachnology* 30: 268-274.

Bedek J., Matočec S.G., Jalžić B., Ozimec R., Štamol V. (2006): Catalogue of cave type localities of Croatian fauna. *Natura Croatica* 15 (Suppl. 1): 1-154.

Beier M. (1963): *Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione)*. Akademie verlag Berlin, 313 pp.

Beron P. (2007): Terrestrial cave animals in Bulgaria. 493-526 pp. In: Fet V., Popov A. (eds.) *Biogeography and Ecology of Bulgaria*. Springer Netherlands.

Börner C. (1904): Beiträge zur Morphologie der Arthropoden I. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. *Zoologica* 42: 1-174.

Conde B. (1998): Palpigradida. 913-920 pp. In: Juberthie C., Decu V. (eds.) *Encyclopaedia biospeologica* (Vol.II). Société de Biospéologie, Moulis, France.

Christiansen K.A. (1962). Proposition pour la classification des animaux cavernicoles. *Spelunca* 2: 76-78

Culver D.C., Christman M.C., Sket B., Trontelj P. (2004): Sampling adequacy in an extreme environment: species richness patterns in Slovenian caves. *Biodiversity and Conservation* 13: 1209-1229.

Culver D.C., Pipan T. (2009): *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, 254 pp.

Curcic B.P.M. (1988): *Cave-dwelling pseudoscorpions of the Dinaric karst*. Slovenska akademija znanosti in umetnosti, 191 pp.

Curcic B.P.M., Decu V. (2008): Cave dwelling invertebrates in Serbia. *Monographs* 12: 7-34.

Decu V.G., Iliffe T.M. (1983): A review of the terrestrial cavernicolous fauna of Romania. *NSS Bulletin* 45: 86-97.

Deltshev Ch. (2008): Faunistic diversity and zooogeography of cave-dwelling spiders on the Balkan Peninsula. *Monographs* 12: 327-348.

Deltshev Ch. (2011): The faunistic diversity of cave-dwelling spiders (Arachnida, Araneae) of Greece. *Arachnologische Mitteilungen* 40: 23-32.

Ducháč V., Mlejnek R. (1995): *Neobisium slovacum*-nejsevernější eutroglobiontní štírek Evropy. *Speleofórum* 19: 48-49.

Dudich E. (1932): *Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle, "Baradla" in Ungarn*. Speläologisches Institut, 246 pp.

Dunlop J.A. (2010): Geological history and phylogeny of Chelicerata. *Arthropod Structure & Development* 39: 124-142.

Dunlop J.A., Krüger J., Alberti G. (2012): The sejugal furrow in camel spiders and acariform mites. *Arachnologische Mitteilungen* 43: 29-36.

Edgecombe G.D. (2010): Arthropod phylogeny: An overview from the perspectives of morphology, molecular data and the fossil record. *Arthropod Structure & Development* 39: 74-87.

Giachino P.M., Vailati D. (2010): *The subterranean environment. Hypogean life, concepts and collecting techniques*. World Biodiversity Association onlus, Verona, 132 pp.

Giribet G., Edgecombe G.D., Wheeler W.C., Babbitt C. (2002): Phylogeny and systematic position of Opiliones: a combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. *Cladistics* 18: 5-70.

Giribet G., Vogt L., González A.P., Sharma P., Kury A.B. (2010): A multilocus approach to harvestman (Arachnida: Opiliones) phylogeny with emphasis on biogeography and the systematics of Laniatores. *Cladistics* 25: 408-437.

Harvey M.S. (2002): The neglected cousins: What do we know about the smaller arachnid orders? *Journal of Arachnology* 30: 357-372.

Harvey M.S. (2007): The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007). *Zootaxa* 1668: 363-380.

Jakšić P. (2004-2005): Biospeleological bibliography of the Balkan peninsula. *Acta entomologica serbica*, 9/10 (1/2): 1-104.

Juberthie Ch. (1994): Ricinulei. 231-233 pp. In: Juberthie C., Decu V. (eds.) *Encyclopaedia biospeologica* (Vol. I). Société de Biospéologie, Moulis, France.

Juberthie Ch., Decu V., Košel V., Kováč K., Uhrin M. (2001): Slovakia. In: Juberthie Ch., Decu V. (eds.) *Encyclopaedia Biospeologica* (Vol. III). Société Internationale de Biospéologie, Moulis, France.

Kempe S. (2012): Volcanic rock caves. 865-873 pp. In: White W.B., Culver D.C. (eds.) *Encyclopedia of caves*. Academic Press.

Kováč L. (2008): Cave life. 95-108 pp. In: Jakál J., Bella P. *Caves of the world heritage in Slovakia*. Polygraf print, Prešov, Slovakia.

Král V. (1999): *Fyzická geografie Evropy*. Academia. 348pp.

Kury A.B. (2000) Classification of Opiliones. Museu Nacional/UFRJ website. Online at: <http://www.museunacional.ufrj.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html>. Dostupné 2014.02.10

Laurie M. (1899): On a Silurian scorpion and some additional eurypterid remains from the Pentland Hills. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 39: 575-590.

Matocec S.G., (ed.), (2002): An overview of the cave and interstitial biota of Croatia, *Natura Croatica* 11 (Suppl.1): 1-112.

Palmer N.A., Hill C.A. (2012): Sulfuric acid caves. 810-819 pp. In: Culver D.C., White W.B. (eds.) *Encyclopedia of caves*. Elsevier Academic press.

Peck, S.B. (1998). Cladistic biogeography of cavernicolous Ptomaphagus beetles Leiodidae, (Cholevinae: Ptomaphagini) in the United States. *Proceedings of the 20th International Congress of Entomology*: 235-260.

Pepato A.R, de Rocha C.E.F, Dunlop J.A. (2010): Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence. *BMC Evolutionary biology* 10: 1-23.

Pipan T., Navodnik V., Janžekovič F., Novak T. (2008): Studies of fauna of percolation water of Huda Luknja, a cave in isolated karst in Northeast Slovenia. *Acta carsologica* 37/1: 141-151.

Platnick N.I. (2014): World spider catalog. Version 14.5. American Museum of Natural History. Online at: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>. Dostupné 2014.05.07

*Pocock R.I. (1893): On some points in the morphology of the Arachnida (s. s.) with notes on the classification of the group. *Annals and Magazine of Natural History*

11. (6. série): 1-19.

Racovitza E.G. (1907): *Biospéologica: Essai sur les problemes biospeologiques.... I.* Schleicher frères.

Rambla M., Juberthie C. (1994): Opiliones. 215-230 pp. In: Juberthie C., Decu V. (eds.) *Encyclopaedia biospeologica* (Vol.I). Société de Biospéologie, Moulis, France.

Redell J.R. (2012): Spiders and related groups. 786-797 pp. In: Culver D.C., White W.B. (eds.) *Encyclopedia of caves*. Elsevier Academic Press.

Rein J.O. (2012): The Scorpion Files. Trondheim: Norwegian University of Science and Technology. Online at: <http://www.ntnu.no/ub/scorpion-files/>

Romero A. (2009): *Cave biology: Life in darkness*. Cambridge university press, 278 pp.

Růžička V., Šmilauer P., Mlejnek R. (2013): Colonization of subterranean habitats by spiders in Central Europe. *International Journal of Speleology* 42 (2): 133-140 pp.

Shultz J.W. (2007): A phylogenetic analysis of the arachnid orders based on morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 221-265.

Sket B. (1997). Biotic diversity of the Dinaric karst, particularly in Slovenia: History of its richness, destruction, and protection. *Conservation & Protection of the Biota of Karst.*: 84-98.

Sket B. (2008): Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 21-22: 1549-1563.

Sket B. (2012): Diversity patterns in the Dinaric karst. 228-238 pp. In: White W.B., Culver D.C. (eds.) *Encyclopedia of caves*. Academic Press.

Štěrbá O., Vašátko J. (1992): Podzemní ekosystémy a ekotopy. 156-178 pp. In: Pribyl J., Ložek V., Kučera B. (eds.) *Základy karsologie a speleologie*. Academia, Praha.

Weygoldt P. (1994): Amblypygi. 241-247 pp. In: Juberthie C., Decu V. (eds.) *Encyclopedia biospeleologica* (Vol. I). Société de Biospéologie, Moulis, France.

Weygoldt P. (1996): Evolutionary morphology of whip spiders: towards a phylogenetic system (Chelicerata: Arachnida: Amblypygi). *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research* 34: 185-202.

Weygoldt P. (1998): Evolution and systematics of the Chelicerata. *Experimental and Applied Acarology* 22: 63-79.

Weygoldt P. (2000): Whip spiders (Chelicerata: Amblypygi). Their Biology, Morphology and Systematics. Apollo Books. 163 pp.

Zupan Hajna N. (2012): Dinaric karst: Geography and Geology. 159-203 pp. In: White W.B., Culver D.C. (eds.) *Encyclopedia of caves*. Academic press.